

Série : E
N° D'ORDRE : 146

THÈSE

PRÉSENTÉE

A L'U.E.R. SCIENCES EXACTES ET NATURELLES
DE L'UNIVERSITÉ DE CLERMONT-FERRAND

POUR OBTENIR

LE GRADE DE

DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

SOLANGE BRETON-SINTES

**Etude Biosystématique du Genre KNAUTIA (L.) Coult.
en Auvergne**

Soutenue le 5 Mai 1971 devant la commission d'examen

Jury : M. P. CHAMPAGNAT Président

*Mme Y. CAUDERON
MM. J.-E. LOISEAU } Examineurs
L. BAILLAUD*



RESUME ET CONCLUSIONS GENERALES

L'étude biosystématique des Knautia d'Auvergne nous a conduite à réviser par l'étude morphologique, phytosociologique, cytogénétique et par la voie expérimentale, la valeur taxinomique des espèces à l'intérieur de ce genre. Elle nous a amenée à aborder le problème des affinités entre taxa et celui des différents processus qui sont à la base de leur différenciation.

I - LA NOTION D'ESPECE -

Comme le souligne GUINOCHET (1955) "le concept d'espèce repose sur la notion de solution de continuité morphologique pour les taxonomistes classiques, sur celle d'isolement sexuel pour les biosystématiciens et généticiens". L'ensemble de nos données biosystématiques nous permettent-elles de conserver le rang d'espèce aux "espèces classiques" étudiées ou est-il possible d'établir une classification plus synthétique.

A) Etude morphologique -

Elle montre qu'il existe des critères valables pour différencier la plupart des taxa reconnus en Auvergne bien que le nombre de caractères soit toujours très réduit en raison de fortes affinités phénotypiques et d'une grande variabilité morphologique liée au stade de développement de l'appareil végétatif, aux conditions du milieu et à l'hérédité.

a) K. arvensis -

Il se singularise par ses feuilles caulinaires pennatiséquées, les formes à feuilles entières n'étant en Auvergne que des rejets de sujets normaux.

Le type diploïde présente un phénotype remarquablement constant tandis que la forme tétraploïde qui participe à de nombreux hybrides spontanés est très difficile à trouver à l'état pur.

b) K. basaltica, K. godeti, K. foreziensis -

Tous trois à rhizome sympodique, ils sont morphologiquement très proches et se caractérisent par leur glabréité et leurs feuilles lancéolées. Comme le montrent les figures 9 et 17, K. godeti présente en moyenne des feuilles plus étroites que K. basaltica et K. foreziensis mais certains individus sont très difficiles à assimiler à l'un ou l'autre de ces taxa.

K. foreziensis présente en outre une taille moyenne supérieure à celle de K. basaltica et de K. godeti ce qui laissait présager une différence dans le nombre chromosomique. Nos analyses caryologiques ont en effet permis de découvrir la polyploidie de K. foreziensis et de montrer la diploïdie de K. basaltica et de K. godeti.

c) K. arvernensis, K. silvatica -

Ces deux taxa morphologiquement très proches se distinguent par le mode de croissance de leur rhizome. K. arvernensis en effet est le seul taxa à rhizome monopodique et de ce fait parfaitement caractérisé. Le grand polymorphisme observé dans la forme des feuilles et la pilosité des individus se traduit pour ces deux espèces par la création d'un grand nombre de variétés. Compte tenu de l'absence de barrière de stérilité et de la sympatrie de la plupart des taxa tétraploïdes il n'est pas impossible que les populations aient une origine hybridogène et soient constituées par des ségrégants.

d) K. arvernica, K. trachytica -

Ces deux espèces ne peuvent être retenues et sont à éliminer de la flore d'Auvergne. K. arvernica est un hybride entre K. arvensis et K. basaltica ; K. trachytica s'assimile, d'après les échantillons-types hétérogènes, soit à K. basaltica, soit à K. arvernensis.

e) K. sextina -

Ce taxa est très probablement absent en Auvergne.

En résumé l'analyse morphologique permet de distinguer K. arvensis, K. arvernensis, K. silvatica et un groupe de taxa très affines comprenant K. basaltica, K. godeti et K. foreziensis. La notion d'espèce établie d'après la seule morphologie paraît cependant être mise en défaut dans certains cas puisqu'il se réalise dans la nature une multitude d'hybrides, notamment entre K. arvensis, K. arvernensis et K. silvatica, responsables d'inextricables problèmes de taxinomie. Il s'avérerait donc indispensable de préciser par une étude cytogénétique la valeur et les limites des espèces.

B) Etude cytogénétique -

Nous avons tenté tout d'abord de définir les espèces du point de vue de la caryosystématique par les dénombrements chromosomiques, l'étude des caryotypes et des comportements méiotiques. La réalisation et l'analyse d'hybrides interspécifiques F_1 nous ont amenée à rechercher les degrés d'isolement génétique et d'homologie chromosomique des différents taxa parentaux.

a) Etude des espèces -

Nous avons mis en évidence des formes $2x$ et $4x$ ce qui confirme la polyploïdie constatée par EHRENDORFER dans la section Trichera et nous mentionnons des nombres chromosomiques originaux pour K. basaltica et K. foreziensis. Deux "espèces" sont diploïdes ($2n=20$), K. basaltica, K. godeti, trois sont tétraploïdes ($2n=40$), K. arvernensis, K. foreziensis, K. silvatica ; la dernière K. arvensis comporte à la fois des types diploïdes et tétraploïdes. Nous n'avons décelé aucun hexaploïde.

Les caryotypes sont identiques et ne peuvent constituer un critère systématique valable pour séparer les taxa.

Les comportements méiotiques, définis par le nombre moyen de chiasmas par cellule, sont statistiquement identiques pour un niveau de ploïdie donné et ne permettent pas en conséquence la discrimination entre espèces.

Les trois types diploïdes ont un comportement normal avec dix bivalents à la métaphase hétérotypique et nous n'avons observé aucun indice de remaniement structural. Leurs fertilités sont bonnes et s'avèrent très voisines d'un clone à l'autre.

Les quatre types tétraploïdes présentent une méiose avec un nombre relativement élevé de quadrivalents, de deux à trois en moyenne par cellule-mère du pollen. Nous n'avons noté que quelques rares anomalies méiotiques sans conséquence pour la stabilité chromosomique des espèces et leur fécondité.

b) Etude des hybrides -

Nous avons démontré expérimentalement la possibilité d'un échange de gènes d'une part entre les diploïdes K. arvensis, K. basaltica et K. godeti, d'autre part entre les tétraploïdes K. arvensis, K. arvernensis, K. foreziensis et K. silvatica. Pour un niveau de ploïdie donné les taxa sont interfertiles.

Ces hybrides ont une bonne fertilité et un comportement méiotique normal statistiquement identique à celui des espèces parentes, ce qui traduit une homologie des génomes parentaux. L'étude cytologique ne permet donc pas de dépister les hybrides et met en évidence toute la complexité du problème.

Les échanges s'avèrent en revanche extrêmement rares d'un niveau de ploïdie à l'autre et nous n'avons obtenu qu'un seul hybride tri-ploïde. L'étude cytogénétique de cette plante nous a permis de conclure à l'homologie des génomes entre diploïdes et tétraploïdes en raison du grand nombre d'associations trivalentes observées.

En conclusion la facilité d'obtention et la haute fertilité des

F₁, la parfaite homologie des génomes confrontés chez les hybrides entre Knautia diploïdes et entre Knautia tétraploïdes expliquent l'absence de barrière de stérilité et en conséquence la multitude d'hybrides rencontrés à l'état spontané et les infinies possibilités de recombinaison génétique.

C) Etude phytosociologique -

Dans la nature les hybrides diploïdes sont très rares. En raison de l'absence de barrière de stérilité il convient donc de rechercher la cause de l'isolement des taxa dans un domaine différent de celui de la génétique. Au niveau diploïde les hybridations sont minimisées du fait d'une spécialisation écologique responsable de l'allopatrie des taxa. K. basaltica se cantonne de 1500 à 1800 m d'altitude dans des stations naturelles telles pentes d'éboulis basaltiques, prairies subalpines, et nous avons constaté son appartenance à des associations spécialisées : Senecio-Calamagrostietum et Vaccinieto-Gentianetum. K. godeti forme quant à lui de petites populations dans les nardaies d'origine anthropozoogène vers 1100 m, tandis que K. arvensis, bien que remontant les vallées en suivant bords de routes et talus, s'élève peu en montagne et ne partage jamais l'habitat des deux autres diploïdes.

Les taxa tétraploïdes présentent une certaine plasticité écologique excepté K. foreziensis qui se localise dans le Sorbo-Calamagrostietum tout en pouvant émigrer le long des routes à des altitudes plus basses. K. basaltica et K. foreziensis possèdent donc, outre leurs affinités morphologiques, une localisation sociologique très voisine. Les autres tétraploïdes vivent généralement dans des associations climaciques ou bien dans celles qui font partie de la série conduisant au climax. K. arvensis présente une préférence marquée pour le Mesobrometum erecti et K. silvatica pour les lisières de bois. K. arvernensis est un élément de haute présence de l'Arrhenatheretum elatioris mais il peut se développer aussi dans la prairie à Agrostis, le Brachypodietum pinnati et le Senecio-Calamagrostietum.

Si au niveau diploïde la spécialisation écologique et la faible puissance d'expansion de K. basaltica et de K. godeti limitent les hybridations naturelles, il n'en est pas de même au niveau des tétraploïdes

d'exigence écologique plus souple et d'aire de répartition plus vaste. Les hybridations et recombinaisons génétiques sont fréquentes et expliquent l'apparition d'une foule de formes de passage rendant difficile toute identification. Cet amalgame des taxa est renforcé par l'allogamie et la pérennité.

D) Conclusion. -

La faible différenciation morphologique des taxa, l'absence d'isolement sexuel nous amènent à conclure que les Knautia du Massif Central français forment un groupe très homogène pouvant être assimilé à une seule vaste espèce synthétique complexe. Cette espèce collective comprend des variétés diploïdes (arvensis, basaltica, godeti) et tétraploïdes (foreziensis) souvent mieux caractérisées par la nature du groupement végétal dans lequel elles se développent que par leur morphologie, et un complexe polyploïde avec toutes les formes de passage entre les types extrêmes habituellement reconnus comme espèces (arvensis, arvernensis, silvatica).

On peut admettre avec GUINOCHET (1955) qu'il est plus commode de conserver les coupures établies dans les genres synthétiques et de donner un nom d'espèce à chaque ensemble ainsi délimité. Nous proposons dans ce cas de ramener K. foreziensis au rang de variété du K. basaltica en raison de ses grandes affinités morphologiques et sociologiques avec ce taxa (K. foreziensis Chass. et Szb. = K. basaltica var. foreziensis nov. comb.). Le tableau XLIII regroupe les données morphologiques, caryologiques, phytosociologiques et géographiques concernant les espèces classiques du genre Knautia en Auvergne.

II - DIVERSIFICATION DES TAXA ET RELATIONS PHYLOGENETIQUES -

Les résultats obtenus permettent de penser que l'isolement et la diversification morphologique des diploïdes seraient dus à des facteurs climatiques et édaphiques. Des barrières d'isolement écologique et géographique sont intervenues dans le processus de spéciation. Elles ont limité

ESPECES	2n	Principaux caractères morphologiques	Position systématique (groupes de base et de combinaison)	Localisation sociologique	Répartition géographique
<u>K. godeti</u>	20	Rh. sympodique Glabre F. entières, étroitement lancéolées.	<u>longifolia</u>	Nardeto-Leontodonetum 950-1100m	Rare, très localisé: Mts Dômes, Mts Dore, Cantal
<u>K. basaltica</u>	20	Rh. sympodique Glabre F. entières, elliptiques-lancéolées	<u>longifolia</u>	Senecio-Calamagrostietum Vaccinieto-Gentianatum 1300-1825m	Microendémique du sommet des Puyes; Mts Dômes Mts Dore, Cantal
<u>K. basaltica</u> var. <u>foreziensis</u>	40	Rh. sympodique Glabre F. entières, elliptiques-lancéolées	<u>longifolia</u>	Sorbo-Calamagrostietum 900-1650m	Microendémique Mts du Forez, Bois Noire
<u>K. arvensis</u> var. <u>polymorpha</u>	20 40	Rh. sympodique Velu F. pennatiséquées	<u>arvensis</u>	Mesobrometum erecti Association à Chlora perfoliata et Senecio erucacaeifolius 400-1200m	Très commun en Auvergne
<u>K. arvernensis</u> var. <u>ovatifolia</u>	40	Rh. monopodique Pilosité variable F. entières, polymorphes	<u>silvatica</u>	Arrhenatheretum elatioris Centaureo-Cynosuretum 550-1550m	Très commun en Auvergne
<u>K. silvatica</u> var. <u>dolichophylla</u>	40	Rh. sympodique Pilosité variable F. entières, polymorphes	<u>silvatica</u>	Piceetum, Fagetum Centaureo-Cynosuretum 550-1500m	Assez commun en Auvergne

TABLEAU XLIII. - Principaux caractères biosystématiques des Knautia d'Auvergne.

l'apparition de formes introgressives et sauvegardé ainsi la stabilité morphologique de ces "sippes" diploïdes anciennes et plus ou moins relictuelles telles qu'on les trouve également dans les genres Achillea et Galium (EHRENDORFER, 1962c) de la flore d'Europe Centrale.

L'analyse du comportement méiotique des taxa tétraploïdes et des hybrides artificiels et naturels nous a permis d'arriver à une estimation suffisamment précise du degré d'homologie des génomes pour nous permettre de conclure quant à la nature de la polyploïdie. Le fort pourcentage de quadrivalents mis en jeu par les quatre génomes des tétraploïdes est l'indice d'une autotétraploïdie. La facilité d'obtention des hybrides, leur fort pourcentage d'appariement chromosomique joint à l'absence de remaniements structuraux, leur haute fertilité au niveau $2x$ nous confirment dans l'idée que les taxa tétraploïdes sont des autotétraploïdes.

Diverses possibilités, schématisées dans le tableau XLIV, peuvent être envisagées quant au mécanisme de formation des autotétraploïdes. Les autotétraploïdes (A A A A et A'A'A'A') peuvent dériver directement de diploïdes (A A et A'A') par simple doublement chromosomique. Ce cas pourrait concerner K. foreziensis extrêmement proche morphologiquement et sociologiquement du taxa diploïde K. basaltica dont il représenterait la forme directe tétraploïde. Les tétraploïdes (A A A'A') peuvent provenir aussi d'hybridations précédées ou suivies de doublement chromosomique. Mais en raison de l'absence de différenciation structurale des génomes à tous les niveaux, ces tétraploïdes sont en fait des homozygotes de structure et peuvent par conséquent être considérés comme des autotétraploïdes. Tel serait le cas des K. arvernensis, K. silvatica et K. arvensis.

Nos conclusions divergent donc de celles d'EHRENDORFER pour qui les polyploïdes seraient des allopolyploïdes segmentaires. Comme nous l'avons mentionné la nature hybridogène de certains polyploïdes n'est sûrement pas à exclure mais compte tenu de l'homologie des génomes et de la fertilité des F_1 au niveau diploïde il faut admettre en conséquence qu'il n'y a pas allopolyploïdie mais autopolyploïdie.

Bien que nous ayons conclu à l'existence d'une espèce collective nous avons tenté d'intégrer nos types morphologiques dans un système naturel de relations traduisant leur parenté d'origine.

Tous se rattachent à la section Trichera constituée selon EHRENDORFER (1962a) de "groupes de base" distincts comprenant diploïdes et polyploïdes proches parents et de "groupes de combinaison" le plus souvent polyploïdes et de nature hybridogène. Dans le cadre du travail accompli par cet auteur sur l'ensemble du genre, nos résultats nous conduisent aux conclusions suivantes :

a) K. arvensis ($2n=40$), lié au taxa diploïde correspondant, prend place dans le groupe de base K. arvensis.

b) K. basaltica, K. godeti, K. foreziensis, phénotypiquement proches et morphologiquement bien caractérisés par leur glabrescence, leurs feuilles entières et lancéolées, se situent dans le groupe de base K. longifolia, groupe bien délimité, ancien, monophylétique et fortement disjoint, à caractère méso-héliophile.

K. foreziensis possède un lien phylogénétique incontestable avec K. basaltica. Morphologiquement très proches ils occupent tous deux, dans des aires vicariantes, sensiblement le même type de station et la même association végétale. Nous avons vu précédemment que K. foreziensis pourrait être la forme tétraploïde de K. basaltica. L'existence de ce tétraploïde vient donc confirmer les prévisions d'EHRENDORFER concernant la présence éventuelle au sein du groupe K. longifolia de formes $4x$ jusque là inconnues.

c) K. arvernensis, K. silvatica, en raison de leurs nombreuses possibilités d'hybridation et d'une évolution réticulée rendent difficile leur délimitation dans tel ou tel groupe. EHRENDORFER les place dans le groupe de combinaison K. silvatica en raison de leurs affinités notamment en ce qui concerne l'aspect général, les feuilles et la pilosité.

K. arvernensis est cependant incontestablement relié au groupe de base K. drymeia caractérisé par la présence d'un rhizome monopodique avec rosette de feuilles centrale et pousses florifères latérales. En considérant K. arvernensis comme variété de K. drymeia SZABO (1911) avait reconnu la proche parenté de ces deux taxa.

Les relations du groupe de combinaison K. silvatica avec le groupe de base K. longifolia paraissent aussi très étroites. Comme le souligne BRIQUET (1902) il existe en effet de très grandes affinités morpholo-

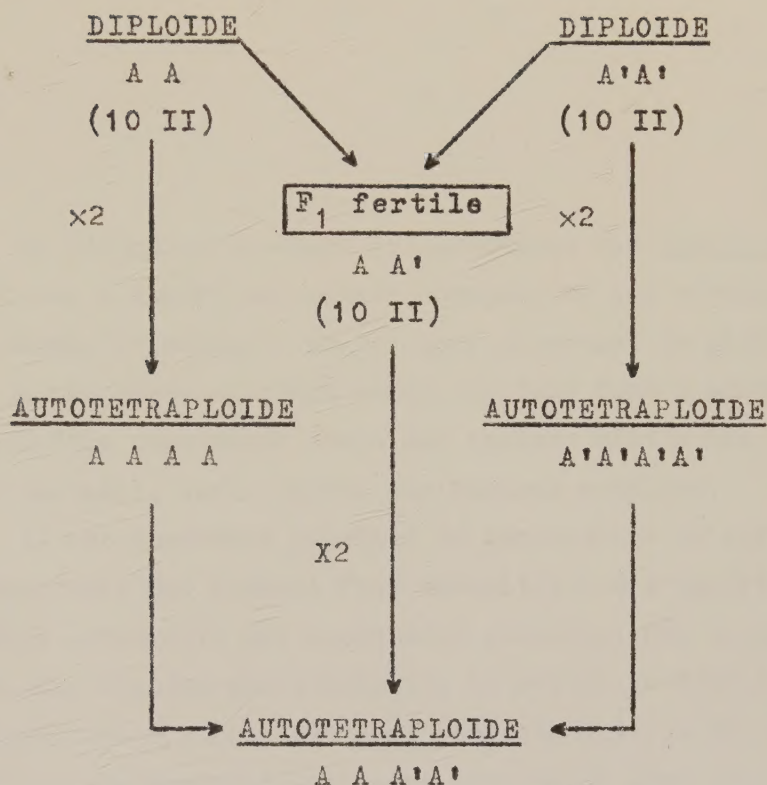


TABLEAU XLIV .- Mécanismes possibles de formation des autotétraploïdes dans le genre *Knautia*.
(A et A' : génomes à différenciation génique et non chromosomique)

giques entre K. silvatica var. dolichophylla et K. godeti.

*

*

*

En résumé notre étude cytogénétique des Knautia du Plateau Central de France a montré une grande homogénéité des génomes et en conséquence une absence d'isolement sexuel pour un niveau de ploïdie donné. Cette possibilité de transfert de gènes entre les taxa tend à montrer que ceux-ci ne doivent pas être considérés comme des espèces distinctes. Les Knautia forment donc une seule vaste espèce synthétique complexe.

Il est cependant possible de reconnaître un certain nombre de types morphologiques qui peuvent être assimilés à des variétés. Leur identification fait intervenir des caractères phénotypiques le plus souvent très faibles, des données caryologiques, la notion de localisation géographique et d'aptitude phytosociologique (tableau XLIII). Si les types diploïdes sont bien caractérisés, il n'en est pas de même pour les tétraploïdes en raison des hybridations et recombinaisons multiples qui rendent la taxinomie de ce genre extrêmement complexe.

*

*

*

